

УДК 576.895.422 : 591.48

ПАЛЬПАЛЬНЫЙ РЕЦЕПТОРНЫЙ ОРГАН ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (MESOSTIGMATA: GAMASINA)

© С. А. Леонович

Исследование пальпального рецепторного органа, одного из основных органов клещей, участвующего в определении пищевой пригодности субстрата, у представителей 8 родов гамазовых клещей (*Gamasellus*, *Macrocheles*, *Euryparasitus*, *Eulaelaps*, *Myonyssus*, *Raillietia*, *Spinturnix* и *Pneumonyssus*) методами растровой электронной микроскопии позволило выделить 3 типа сенсилл, формирующих орган. Два типа (А и В) отнесены к хемо-механорецепторным, и один тип (М) к тактильным механорецепторным сенсиллам. Показано, что тип питания не отражается на строении пальпального органа, в то время как характер паразито-хозяйственных отношений (переход к безотрывному паразитизму и паразитизму в полостях внутренних органов) приводит к олигомеризации и редукции хеморецепторных сенсилл.

Пальпальным рецепторным органом называют морфологически обособленное скопление сенсилл на верхушке палып мезостигматических клещей; его строение достаточно полно и основательно исследовано только у иксододных клещей (Foelix, Axtell, 1971; Балашов и др., 1976; Леонович, 1990; Leonovich, Dusbabek, 1991). Во второй обширной таксономической группировке мезостигматических клещей, объединяемых в когорту Gamasina, пальпальный орган исследован только у одного вида — *Phytoseiulus persimilis* (Jackson, 1974; Jagers op Akkerhuis e. a., 1985). Вместе с тем пальпальный орган играет важную роль в поведении гамазовых клещей; при помощи палып клещи ощупывают жертву, пищевой субстрат или объект для кровососания, определяя пригодность данного объекта в пищу (Jackson, Ford, 1973).

Строение пальпального рецепторного органа у иксододных клещей морфологически довольно однообразно (Foelix, Axtell, 1971; Балашов и др., 1976; Атлас, 1979), в то же время у аргасовых клещей этот орган различается как между видами, так и между разными популяциями в пределах одного вида (Леонович, 1990; Leonovich, Dusbabek, 1991). Напомним, что все иксододные клещи — облигатные кровососы, т. е. характеризуются сходным типом питания. В то же время различные представители гамазовых клещей отличаются типами питания, притом весьма существенно: среди них имеются хищники, фитофаги, облигатные и факультативные кровососы, постоянные эктопаразиты, полостные паразиты и т. д.

Поэтому представлялось интересным и важным исследовать пальпальный рецепторный орган в основных таксономических группировках гамазовых клещей, попытаться выявить различия, коль скоро таковые окажутся, у клещей, различающихся как таксономически, так и экологически. С этой целью автором было предпринято исследование микроструктуры рецепторных органов, размещающихся на палыпах, у представителей 8 родов гамазовых клещей, представляющих основные надродовые таксономические комплексы (Брегетова, 1977) и одновременно различающихся экологически: это представители родакароидного комплекса (надсем. Rhodacaroidea, сем. Rhodacaridae) *Gamasellus montanus* (Willm.) (обитающие в подстилке хищники)

и *Euryparasitus emarginatus* (C. L. Koch) (хищники-нидиолы); представители макрохеллоидного комплекса (надсем. Macrocheloidea, сем. Macrochelidae) *Macrocheles matrius matrius* (Hull) и *M. glaber* (Mull.) (хищники, форезирующие на насекомых); представители лелаптоидного комплекса (надсем. Laelaptoidea) *Eulaelaps stabularis* (C. L. Koch) (нидиол, факультативный паразит и хищник), *Myonyssus gigas* (Oudemans.) (облигатный кровосос, развивающийся в гнездах кротов и на кроте и лесной мыши) и *Raillietia auris* (Leidy) Trouess. (паразит наружного слухового прохода крупного рогатого скота) (сем. Laelaptidae); *Spinturnix vespertilionis* L. (сем. Spinturnicidae) (паразит летучих мышей), а также представитель ринониссоидного комплекса (надсем. Rhynonyssidae, сем. Halarachnidae) *Pneumonyssus* sp. (паразит легких макаки-резуса). Учитывая мелкие размеры самих клещей и особенно их органов чувств, исследования проводили методами электронной микроскопии.

Автор весьма признателен Ю. С. Балашову, В. А. Троицкому, покойной Н. Г. Брежетовой за предоставление в его распоряжение некоторых видов гамазовых клещей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованные в работе виды клещей перечислены в предыдущем разделе. Изучены были только взрослые клещи.

Для исследования в растровом электронном микроскопе (РЭМ) препараты гамазовых клещей, заключенные в жидкость Фора на предметных стеклах, подвергались процедурам, описанным в предыдущих публикациях (Леонович, 1984, 1989; Леонович, Троицкий, 1981). Напыленные платиной препараты просматривали и фотографировали в РЭМ Hitachi—S570 при ускоряющем напряжении 30 кВ. Для исследования внутренней структуры кутикулярных отделов сенсилл широко использовался метод сколов сенсилл, описанный ранее (Леонович, 1989).

Для уточнения особенностей строения некоторых разновидностей сенсилл в трансмиссивном электронном микроскопе были изучены ультратонкие срезы пальпального органа клеща *Hirstionyssus criceti*, нарезанные с препаратов клещей, исследовавшихся ранее с целью выяснения особенностей строения тарзального рецепторного комплекса этого клеща (Леонович, 1985); методика подготовки препаратов для изучения в электронном микроскопе описана в цитированной работе. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме LKB-3 и фотографировали в электронном микроскопе Tesla BS 500.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пальпы гамазовых клещей несут относительно небогатое сенсорное вооружение, за исключением двух последних члеников: голени и лапки (рис. 1; 2, 1; см. вкл.). Разобраться в довольно сложном скоплении сенсилл на конце пальпы (рис. 1—3; см. вкл.) помогает только исследование большого количества препаратов, а также использование метода исследования сколов (Леонович, Троицкий, 1981).

Сенсорное вооружение голени не относится собственно к пальпальному рецепторному органу, являющемуся предметом данной работы, поэтому я останавлиюсь на нем только кратко. Согласно данным Джексона (Jackson, 1974), у клеща *Phytoseiulus persimilis* голень несет 14 сенсилл. Такое же число было обнаружено автором в случаях, когда такой подсчет производился (для видов родов *Gamasellus*, *Euryparasitus*, *Macrocheles*, *Eulaelaps*). Все эти сенсиллы относятся по своей модальности к тактильным механорецепторам и обладают характерными признаками такого типа сенсилл: сплошным стержневидным кутикулярным волоском (сетой), у основания которого заканчиваются вершины двух рецепторных клеток, в ресничках которых находятся трубчатые тельца [Jagers op Akkerhuis e. a., 1985 (*Phytoseiulus persimilis*);

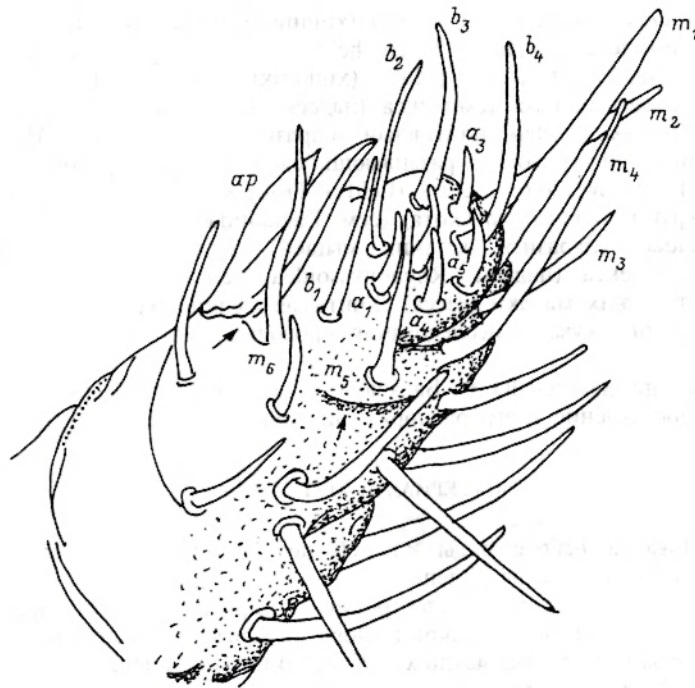


Рис. 1. Вершина правой пальпы *Macrocheles glaber*.

$a-a_6$ — хемо-механорецепторные однополостные сенсиллы пальпального органа (сенсиллы типа «А»);
 $b-b_5$ — хемо-механорецепторные двуполостные сенсиллы (типа «В»); $m-m_6$ — механорецепторные
 сенсиллы пальптарзуса; ap — апотель (apotele).

Fig. 1. Apex of right palpus of *Macrocheles glaber*.

данная статья (*Hirstionyssus criceti*)). У некоторых видов такие сенсиллы четко различаются в РЭМ благодаря наличию поверхностных структур, типичных для тактильных сенсилл идиосомы данного вида, например зубчиков у *Euryparus emarginatus* (рис. 2, 3, 4).

Собственно пальпальный рецепторный орган расположен на тарзальном членике пальпы и у большинства изученных видов (*G. montanus*, *M. matrius*, *M. glaber*, *E. emarginatus*, *Eul. stabularis*, *M. gigas*, *R. auris*) несет 15 сенсилл трех морфологических типов (рис. 1—3, 1—4), а также так называемый апотель (apotele), трактуемый как редуцированный коготок (Jackson, 1974). Эти типы были обозначены автором как «А», «В» и «М». В работах, посвященных сенсиллам пальпы *Ph. persimilis*, сенсиллы тарзального членика пальпы подразделялись на два типа, обозначавшихся как «d» и «di», и пронумеровывались (Jackson, 1974). При этом, как сенсиллы типа «di», обозначали сенсиллы, разделяемые мною на 2 типа (А и В).

Сенсилл типа А у всех исследованных видов, за исключением *Spinturnix vespertilionis* и *Pneumonyssus* sp., пять (рис. 1; 2, 2; 3, 2). Это относительно короткие, базиконической формы сенсиллы; у некоторых видов на вершине сильно утонченные (рис. 2, 2). На сколах волосков сенсилл видно, что они относительно толстостенные и содержат единственную полость (рис. 3, 4). В этой полости проходят видоизмененные реснички рецепторных нейронов; у *Ph. persimilis* их обнаружено 8 (Jagger op Akkerhius e. a., 1985), мною у *H. criceti* их найдено 5. Еще две клетки заканчиваются у основания такого базиконического волоска, образуя трубчатые тельца (Jagger op Akkerhius e. a., 1985). У *S. vespertilionis* обнаружено всего 3 сенсиллы типа А (рис. 3, 5), а у легочного паразита *Pneumonyssus* sp. —

Рис. 4. Вершина пальпы клеща *Pneumonyssus* sp.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 4. Palpal apex of *Pneumonyssus* sp.

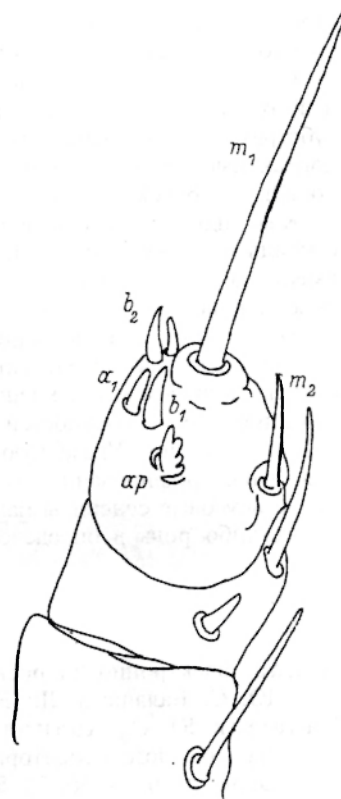
одна (рис. 4). На основании морфологии эти сенсиллы могут быть безошибочно отнесены к одной из разновидностей хемо-механорецепторных органов (подробнее о возможностях делать подобные выводы на основании строения см.: Леонович, 1987).

Сенсиллы типа В обладают более длинными и тонкостенными волосками, зачастую ближе к трихоидному, нежели базиконическому типу (рис. 1; 2, 2; 3, 1—3, 5). На сколах в этих волосках обнаруживаются две полости; две полости, в одной из которых проходят реснички рецепторных нейронов, были найдены и у *H. criceti* на срезах. В целом по своему строению такие сенсиллы идентичны тактильным хемо-механорецепторным сенсиллам паразитиформных клещей (Леонович, 1987). У всех исследованных видов, за исключением опять же *S. vespertilionis* и *Pneumonyssus* sp., обнаружены 4 сенсиллы типа В (рис. 1).

Сенсиллы типа М (механорецепторные) представляют собой обычные тактильные сенсиллы, по своему внутреннему строению подобные описанным выше для сенсорного вооружения голени. Внешне, однако, они в большинстве случаев обладают гладкостенными волосками, даже если тактильные сенсиллы голени несут зубчики (рис. 2, 3, 4). У большинства исследованных видов эти сенсиллы окружают в виде своеобразного проксимального кольца сенсиллы А и В, располагающиеся дистальнее на вершине тарзального членика пальпы (рис. 1, 2). У многих видов две из сенсилл М, располагающиеся на противоположной стороне от апотеля, длиннее прочих (рис. 1; 2, 2). У *Spinturnix* таких сенсилл 4, у *Pneumonyssus* — 3 [из них одна гипертрофированно развита (рис. 3, 6; 4)]; у всех остальных изученных видов из 6 (рис. 1).

Таким образом, пальпальный орган у большинства исследованных видов, относящихся к различным таксономическим комплексам и различающихся экологически, содержит 15 сенсилл трех морфофункциональных типов: 5 — типа А, 4 — типа В и 6 — типа М (что можно представить в виде формулы 5А—4В—6М). Для *S. vespertilionis* эта формула будет выглядеть как 3А—2В—4М, а для *Pneumonyssus* sp. как 1А—2В—3М (рис. 4).

Сравнительный анализ строения пальпального рецепторного органа у гамазовых и иксодовидных клещей показывает удивительное сходство между этими двумя группами Parasitiformes, в отличие от комплексного сложного органа дистантной рецепции, размещающегося на лапках передних ног: органа Галлера иксодовидей и тарзального рецепторного комплекса гамазин. Основу пальпального органа в обеих группах составляют два практически идентичных типа сенсилл (А и В по нашей терминологии), и различия здесь заключаются практически только в количестве сенсилл. У иксодовых клещей имеются 6 сенсилл типа А и 4 — типа В (Foelix, Axtell, 1971; Балашов и др., 1976; Атлас, 1979), у аргасовых клещей 2 сенсиллы типа А (всегда); количество сенсилл типа В варьирует от 8 до 26 (у разных видов и в пределах видов в зависимости от количества преимагинальных нимфальных фаз) (Leonovich, Dusbabek, 1991). У гамазовых клещей в большинстве случаев имеются 5 сенсилл типа А и 4 — типа В, причем набор этот весьма устойчив. Видно, что



строение пальпального органа гамазид наиболее близко к таковому иксодид и более сильно отличается от характерного для аргасовых клещей. Причина этого, по-видимому, кроется в том, что в обеих группах (гамазовые клещи и иксодиды) пальпальный орган в первую очередь используется для определения пищевой пригодности субстрата, в то время как у аргасовых клещей сенсиллы типа В (одностенные контактные хеморецепторы) используются для рецепции феромона скопления (Leonovich, Dusbabek, 1991).

Как видно из материалов работы, характер питания не отражается на количестве сенсилл пальпального органа; в то же время характер паразито-хозяйинных отношений имеет здесь первостепенное значение. Олигомеризация сенсилл обоих типов отчетливо наблюдается у представителей безотрывных эктопаразитов летучих мышей (*S. vespertilionis*) и особенно у внутрилегочных паразитов (*Pneumonyssus* sp.). В последнем случае определение пищевой пригодности субстрата практически лишено смысла (в любом месте клещ способен питаться); имеет значение только определение механических особенностей участка потенциального питания, его удаленность от ротовых органов. Указанную функцию вполне успешно может выполнять единственная, гипертрофированно развитая механорецепторная сенсилла; остальные, в том числе вкусовые сенсиллы пальп, настолько сильно редуцированы, что вряд ли играют какую-либо роль в определении пищевой пригодности субстрата (рис. 3, б; 4).

Список литературы

- Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / Под ред. Ю. С. Балашова. Л.: Наука, 1979. 256 с.
- Балашов Ю. С., Иванов В. П., Игнатъев А. М. Тонкое строение и функция пальпального рецепторного органа иксодоидных клещей (Acarina, Ixodoidea) // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 9. С. 1308—1317.
- Брегетова Н. Г. О таксономической структуре системы паразитиформных клещей (Acarina, Parasitiformes) // Морфология и диагностика клещей. Л.: ЗИН РАН, 1977. С. 69—78.
- Леонович С. А. Тарзальные рецепторные комплексы гамазовых клещей семейства Haemogamasidae // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 6. С. 451—458.
- Леонович С. А. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (Hirstionyssidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 456—463.
- Леонович С. А. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 83—96.
- Леонович С. А. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 469—479.
- Леонович С. А. Строение пальпального рецепторного органа у аргасовых клещей // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по теорет. и приклад. акарологии (Ашхабад, 1990). Л., 1990. С. 77.
- Леонович С. А., Троицкий В. А. Рецепторные органы на передних конечностях у гамазовых клещей (Acarina, Gamasina) // Тр. ЗИН АН СССР. Морфологические особенности клещей и паукообразных. Л., 1981. Т. 106. С. 34—46.
- Foelix R. F., Axtell R. C. Fine structure of tarsal sensilla in the tick *Amblyomma americanum* (L.) // Z. Zellforsch. 1971. Bd 114. S. 22—37.
- Jackson G. J. Chaetotaxy and setal morphology of the palps and first tarsi of *Phytoseiulus persimilis* A.-H. (Acarina: Phytoseiidae) // Acarologia. 1974. Т. 14, fasc. 4. P. 583—594.
- Jackson G. J., Ford J. B. The feeding behaviour of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae), particularly as affected by certain pesticides // Ann. Appl. Biol. 1973. Vol. 75. P. 165—171.

- Jaggers op Akkerhius G., Sabelis M. W., Tjallingii W. F. Ultrastructure of chemoreceptors on the pedipalps and first tarsi of *Phytoseiulus persimilis* // Exp. Appl. Acarol. 1985. Vol. 1. S. 235—251.
- Leonovich S. A., Dusbabek F. Pheromone sensory subsystem in ticks: correlation between structure of sensilla and evolution of behaviour. Modern Acarology. Vol. 1. Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague, 1991. S. 53—58.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.04.1997

PALPAL SENSORY ORGAN OF GAMASID MITES (MESOSTIGMATA, GAMASINA)

S. A. Leonovich

Key words: palpal sensory organ, morphology, scanning electron microscopy, Mesostigmata, Gamasina.

SUMMARY

Three types of sensilla were distinguished during scanning electron microscope investigations of the palpal sensory organ, one of the main organs in food suitability detection, in 8 species of mites belonging to the genera *Gamasellus*, *Macrocheles*, *Euryparasitus*, *Eulaelaps*, *Myonyssus*, *Raillietia*, *Spinturnix*, and *Pneumonyssus*. Two types (A and B) are chemo-mechanoreceptor single-walled and double-walled sensilla (SW-UP and DW-UP) and one type (M) is represented by mechanoreceptor (NP) sensilla. It is shown, that no type of feeding influences the structure of palpal organ, whereas a character of host-parasite relationship (transition to constant parasitism and parasitism in cavities of inner organs) leads to oligomerization and reduction of chemoreceptor sensilla.

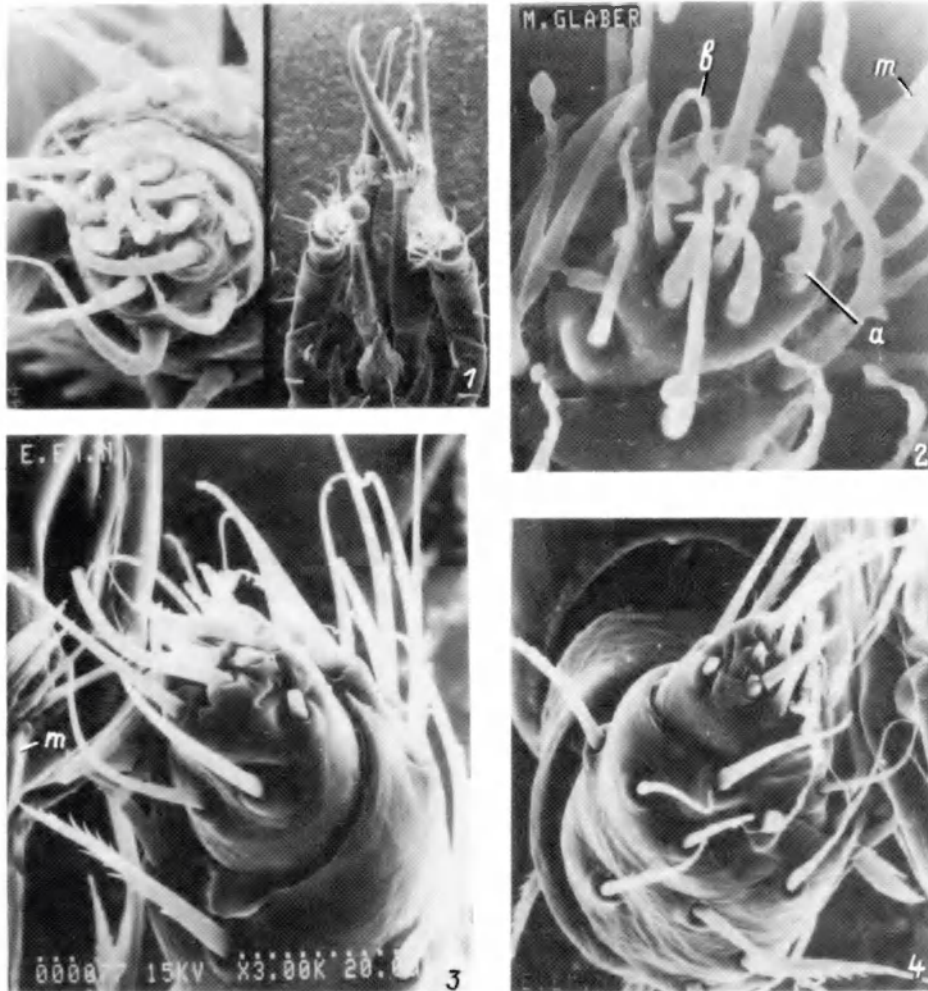


Рис. 2. Пальпальный рецепторный орган гемазовых клещей.

1 — общий вид гнатосомы и пальп *Gamasellus montanus* (справа, ув. 300) и пальпальный орган *G. montanus* (слева, ув. 3000); 2 — *Macrocheles glaber*, ув. 4500; 3 — *Euryparasitus emarginatus*, ув. 3000; 4 — то же, ув. 2500.
Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Palpal sensory organ in gamasid mites.

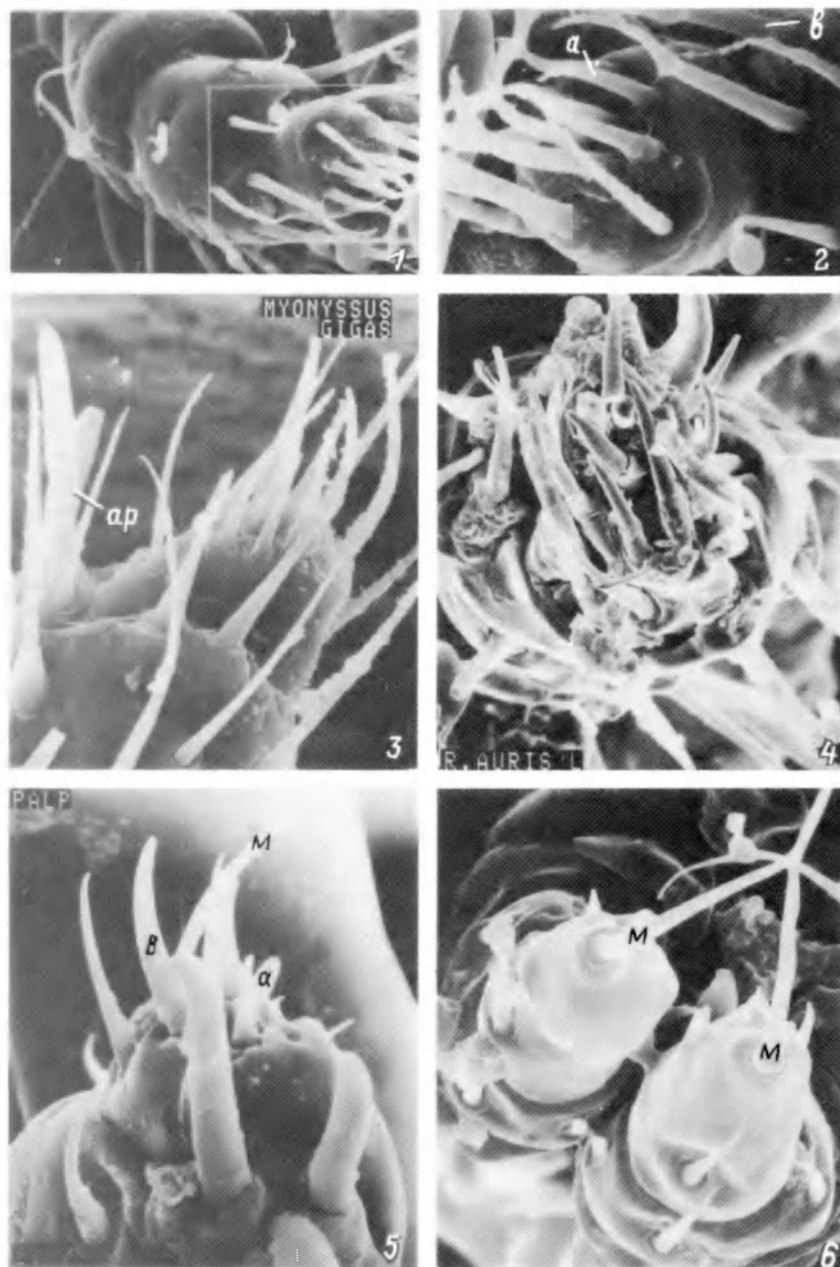


Рис. 3. Пальпальный рецепторный орган гамазовых клещей.

1 — *Eulaelaps stabularis*. Самка. Общий вид вершины пальпы, ув. 1000; 2 — то же, пальпальный орган, ув. 2000; 3 — *Myonyssus gigas*, ув. 1800; 4 — *Raillietia auris*, ув. 2300; 5 — *Spinturnix vespertilionis*, ув. 4000; 6 — *Pneumonyssus* sp., ув. 6500.
Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 3. Palpal sensory organ in gamasid mites.